Caldasia 19(3): 479-485

BIOLOGIA REPRODUCTIVA DE *ESCHWEILERA BOGOTENSIS* (LECYTHIDACEAE), EN LA CORDILLERA OCCIDENTAL DE COLOMBIA

MIGUEL ÁNGEL GAMBOA-GAITÁN

Fundación Quycagua, Calle 9B # 32-24, Cali, Colombia
Dirección actual: Departamento de Biología, Universidad de Puerto Rico, San Juan, 00931-3360, Puerto Rico. CElect: mgamboa@upracd.upr.clu.edu.

Resumen

Se estudió la biología reproductiva de *Eschweilera bogotensis* (Lecyhidaceae), en un bosque muy húmedo premontano del Parque Nacional Los Farallones de Cali (1650 m), entre noviembre de 1993 y marzo de 1994. Numerosos insectos visitan las inflorescencias de este árbol. Las larvas de Curculionidae, Nitidulidae (Coleoptera) y Cecidomyidae (Diptera) depredan flores inmaduras, mientras que las de Pyralidae y Blastobasidae (Lepidoptera) depredan frutos maduros. También se observaron adultos de Staphylinidae (Coleoptera), los cuales se alimentan de polen al igual que los Phlaethripidae (Thysanoptera). Las pérdidas de botones florales por parasitismo alcanzaron el 70%. Se identificaron tres especies de himenópteros como visitantes regulares: *Trigona amalthea, Eulaema meriana* (Apidae) y *Epicharis rustica* (Anthophoridae). Este último es el principal agente polinizador. La fructificación por inflorescencia es muy baja (tres máximo), y más del 50% de las inflorescencias se pierden en su totalidad. La liberación de las semillas se hace mediante dehiscencia transversal del fruto, liberándose de 4 a 7 semillas. La dispersión por animales, los cuales consumen parte de la cáscara y semillas, es significativo. Por las huellas de mordeduras observadas en el campo, se asume que el agente dispersor es un roedor, muy probablemente una ardilla, animal común en la zona. Se ha comprobado la germinación de semillas mordidas.

Palabra Clave: Colombia, dispersión, *Eschweilera,* Farallones de Cali, Lecythidaceae, polinización, depredación.

Abstract

The reproductive biology of *Eschweilera bogotensis* (Lecythidaceae) was studied in a premontane forest at Los Farallones de Cali National Park (1650 m) from november 1993 to march 1994. A great number of insects visit the flowers of this tree. Curculionidae and Nitidulidae (Coleoptera) larvae, as well as Cecidomyidae (Diptera) larvae feed on immature flowers, while Pyralidae and Blastobasidae (Lepidoptera) larvae eat ripening fruits. Adult individuals of Staphylinidae (Coleoptera) and Phlaethripidae (Thysanoptera) were observed feeding on pollen. Loss of floral buds due to larval parasitism was as high as 70%. Three species of Hymenoptera were identified as visitors: *Trigona amalthea, Eulaema meriana* (Apidae), and *Epicharis rustica* (Anthophoridae). The latter was identified as the main pollinator. Fruit set per inflorescence is quite low (three max.), and over 50% of inflorescences get lost. Seed release is carried out by transversal dehiscence of the fruit, releasing 4-7 seeds. Seed dispersal by animals, which eat part of the peel and seeds, is significant. Bites on the fruits observed in the field suggest that the disperser is a rodent, probably a squirrel, common at the study site. Germination of bitten seeds was observed.

Key Words: Colombia, dispersal, *Eschweilera,* Farallones de Cali, Lecythidaceae, pollination, predation.

Introducción

Las especies con flores zigomorfas de la familia Lecythidaceae, consideradas más evolucionadas, han desarrollado diversas estrategias para optimizar su polinización, como la elaborada estructura del andróforo (Prance 1976) y la fabricación de dos clases de polen (uno fértil y otro estéril), los cuales, unidos al néctar, constituyen una recompensa para el polinizador (Mori et al. 1980). Típicas de los bosques tropicales húmedos, las Lecythidaceae han sido estudiadas en lo que a su biología de polinización se refiere (Prance 1976, Mori et al. 1978, Mori & Boeke 1987, Mori & Prance 1990), y se han identificado las tendencias evolutivas de la polinización de esta familia en el Neotrópico (Prance & Mori 1979). Otros aspectos de la biología reproductiva de las Lecythidaceae, tales como dispersión, producción de frutos y pérdida floral, han sido poco reportados hasta el momento.

En el presente informe se reporta la biología reproductiva de una lecitidácea de montaña, *Eschweilera bogotensis* R. Knuth, en lo referente a su polinización, eficiencia reproductiva y dispersión y se discuten las posibles implicaciones de estos aspectos en su historia natural.

Materiales y Métodos

Especie estudiada. *Eschweilera bogotensis,* es un árbol del sotobosque, de 5-7 m, monoico, de hojas simples, alternas. La inflorescencia es un racimo, con 5-12 flores fuertemente zigomorfas, bisexuales, con 6 sépalos inconspicuos, 6 pétalos rojo-vinotinto y más de 100 estambres fértiles, agrupados en un anillo estaminal alrededor del pistilo; el ovario es bilocular y tiene un estigma. El anillo estaminal se prolonga lateralmente, formando una capucha que se pliega sobre sí misma (confiriéndole el carácter zigomorfo a la flor) y aprisiona al pistilo. La capucha posee apéndices estériles, y en su parte más interna se produce y deposita el néctar. El fruto es un pixidio rugoso, café-rojizo, de 8 por 10 cm, hasta 0.5 kg, generalmente con 4-7 semillas (a veces hasta 17), blancuzco-amarillentas, de 4-6 cm de largo por 2-3 cm de ancho, con arilo.

Sitio de estudio. El trabajo se realizó entre noviembre de 1993 y marzo de 1994, en la vereda Pico de Aguila (1650 m), en el flanco oriental del Parque Nacional Los Farallones de Cali, Cordillera Occidental de Colombia. Esta región se clasifica como bosque muy húmedo premontano (Anónimo 1977). La zona se encuentra en un estado de sucesión secundario, con algunos parches de bosque primario. Presenta un índice de diversidad inferior al promedio de Los Farallones (H'= 4.87 vs 6.48), y las familias dominantes son Orchidaceae, Araceae, Rubiaceae, Asteraceae, Melastomataceae, Polypodiaceae, Piperaceae, Solanaceae y Euphorbiaceae (Gamboa 1994).

Trabajo de campo. Se hizo seguimiento de botones florales, flores maduras, frutos maduros intactos y semillas ya liberadas. Para estudiar la polinización se usaron bolsas de tela sintética con diferentes grados de aberturas, con el fin de seleccionar el tipo de insecto que visitaría la flor, de acuerdo a su tamaño. Observaciones preliminares condujeron a escoger el tamaño de la abertura: bolsa sellada totalmente; bolsa con poros cuadrados de 2 mm de lado y bolsa con poros de 3 mm de lado. La diferencia entre las bolsas con poros de 2 y 3 mm se debió al intento de seleccionar la entrada de dos especies de coleópteros que frecuentaban las flores. Las bolsas selladas se usaron para obtener flores abiertas no visitadas y autopolinizarlas manualmente, y para evaluar autogamia. Las flores permanecieron cubiertas con bolsas hasta su marchitamiento. Para estudiar pérdida floral y visitas de otros animales, se observaron 894 flores libres (Tabla 1). Los insectos visitantes fueron reco-

Tabla 1. Flores de *E. bogotensis* observadas en el campo y tratamiento dado a ellas. Los números entre paréntesis indican el número de fructificaciones exitosas en cada tratamiento.

TRATAMIENTO	NUMERO DE OBSERVACIONES	AUTOPOLINIZACION
Flores libres	894 (16)	—
Flores cubiertas con bolsa sellada	44 (0)	27 (0)
Flores cubiertas con bolsa de abertura de 2 mm	97 (0)	—
Flores cubiertas con bolsa de abertura de 3 mm	45 (0)	—
TOTAL	1080 (16)	27 (0)

lectados en alcohol al 70% y en seco, y se observó en qué parte del cuerpo transportaban el polen. Se recolectaron 198 botones florales malogrados para detectar la causa de muerte.

Resultados

POLINIZACIÓN. La floración de *E. bogotensis* sólo se ha observado en la zona en los meses de enero, febrero y marzo. Durante el estudio no se detectó protandria ni protoginia en esta especie, a la vez que se identificó un grupo de insectos visitantes regulares (Tabla 2). De éstos, sólo el antofórido y uno de los ápidos (*Eulaema meriana* Oliver), visitan flores completamente maduras, mientras que los otros penetran a flores tanto maduras como inmaduras. Las flores cubiertas con bolsa de poros de 2 mm fueron visitadas sólo por Staphylinidae, Nitidulidae y Staphylinidae. Ninguna de las flores cubiertas con bolsas fructificó, incluyendo las flores autopolinizadas manualmente.

La abeja visitante más frecuente y abundante fue *Trigona amalthea* Oliver (Apidae), de la cual se encontraron hasta tres individuos por flor simultáneamente. Dicha abeja sólo entra a la flor cuando ésta se encuentra en un estado avanzado de laxitud (envejeciente). Se le observó cortar con sus mandíbulas los apéndices estériles de la capucha para ganar acceso al polen y hacer orificios sobre la capucha a la altura de la fuente interna de néctar.

Las otras dos abejas que visitaron flores de *E. bogotensis* fueron *Epicharis rustica* Oliver (Anthophoridae) y *Eulaema meriana* (Apidae), las cuales llegaban a la flor en busca de néctar. Ambas especies exhibieron igual conducta, la cual consistió en el aterrizaje de la abeja sobre la capucha, seguida de la penetración de aquélla por el espacio existente entre la capucha y el anillo estaminal. En este proceso la abeja ponía en contacto su dorso con los estambres fértiles y ocasionalmente con el estigma, gracias a la presión que la capucha ejercía sobre ella. Finalmente la abeja retrocedía y salía en busca de otras flores. Este mecanismo se conoce para otras Lecythidaceae con androceo cerrado (Prance 1976, Mori et al. 1978, Prance et al. 1983). Estos autores afirman que las abejas grandes son las que preferiblemente polinizan las especies zigomorfas de esta familia.

Las visitas de *Epicharis rustica* se realizaban en flores abiertas, y aun en aquellas con apenas un incipiente estado de apertura. Su gran tamaño y robustez le permiten separar la apretada capucha, y permanecer en la flor entre 31 y 99 segundos. A medida que las flores estaban más abiertas, las visitas se acortaron e hicieron menos frecuentes. *Epicharis rustica* no permanecía más de 5 segundos en flores en las cuales había estado recientemente *T. amalthea*, llegando incluso a evitar el posarse en dichas flores, dependiendo de qué tan reciente había sido la visita de aquélla.

Tabla 2. Visitantes regulares de flores de *E. bogotensis.*

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	RELACION
COLEOPTERA	Nitidulidae		Consumo de polen y depredación larval en flores
	Staphylinidae		Consumo de polen y depredación larval en flores
	Curculionidae		Consumo de polen y depredación larval en flores
DIPTERA	Cecidomyidae		Predación larval en flores
HYMENOPTERA	Apidae	*Trigona amalthea*	Consumo de polen, néctar y polinización
	Apidae	*Eulaema meriana*	Consumo de néctar y polinización
	Anthophoridae	*Epicharis rustica*	Consumo de néctar y polinización
LEPIDOPTERA	Blastobasidae		Consumen frutos maduros
	Pyralidae		Consumen frutos maduros
THYSANOPTERA	Phlaethripidae		Consumo de polen

Las abejas visitaron esta planta preferentemente en horas de la mañana, entre 09:00 y las 12:00 h, aunque se observaron algunas visitas en la tarde, entre las 15:00 y 18:00 h. Las visitas de las abejas a la flor eran frecuentemente interrumpidas por la llegada de otra especie. *Trigona amalthea* acarrea el polen en sus corbículas, mientras que *Epicharis rustica* lo transporta sobre su tórax, de donde puede pasar al estigma de una futura flor visitada.

FRUCTIFICACIÓN Y PÉRDIDA FLORAL. De las 1080 flores observadas, sólo 16(1.48%) fructificaron. Los botones florales malogrados (n=198), mostraron que la depredación larval produjo pérdidas del 69.7% (138 flores), mientras que las pérdidas por causas desconocidas llegaron al 30.3% (60 flores). Más del 50% de las inflorescencias se perdieron en su totalidad y en todos los frutos evaluados se observaron entre 9-11 semillas abortadas.

La depredación larval se muestra en la tabla 3. El porcentaje fue calculado con base en las 198 flores colectadas, las cuales estaban distribuídas en 22 muestras. Se contó el número de especímenes de cada familia de larvas predadoras en las 22 muestras, y se obtuvo el porcentaje de su presencia. Algunas de las larvas de insectos encontradas se consideraron principalmente asociadas a material floral en descomposición, y no como causales de pérdida floral. Larvas de Coleoptera, Lepidoptera y Diptera se alimentan de los botones florales, produciendo numerosas pérdidas. En estado adulto, estos grupos, al igual que Thysanoptera, depredan polen en flores vivas así como en flores caídas y aun en avanzado estado de descomposición. En los frutos maduros se encontraron larvas de Pyralidae y Blastobasidae (Lepidoptera), así como también de Nitidulidae (Coleoptera). Estas no causaban pérdida del fruto, sólo afectaban la integridad de algunas semillas.

DISPERSIÓN. Todos los frutos observados liberaron la totalidad de sus semillas en la cercanía del árbol madre, donde germinaron en un alto porcentaje.

Tabla 3. Porcentajes de depredación larval en flores de *E. bogotensis*. Los datos se tomaron de 198 botones florales malogrados. El total excede 100% porque se presentan larvas de varias familias en una misma flor.

COLEOPTERA	(%)	DIPTERA	(%)	LEPIDOPTERA	(%)
Curculionidae	18.18	Anthomyiidae*	4.54	Cosmopterygidae	9.09
Dermestidae	4.54	Cecidomyidae	13.63	Pyralidae	4.54
Nitidulidae	27.27	Drosophilidae*	22.72	Tortricidae	13.63
Platystomidae	22.72	Sciaidae*	4.54		
Staphylinidae*	9.09	Sepsidae*	4.54		

* Las especies de estas familias tradicionalmente han sido consideradas saprófagas, y muy probablemente no tuvieron incidencia en la pérdida floral.

Los mecanismos de liberación fueron dispersión por animal, deshiscencia natural o ambos. Es posible que después de la dehiscencia, el fruto permaneciera adherido al árbol reteniendo las semillas, pero finalmente cedía ante su propio peso. La dispersión del fruto por animales es importante en esta especie. Se detectaron mordeduras sobre la envoltura del fruto y en las semillas, tanto en frutos caídos como en aquellos aún adheridos al árbol. El dispersor muerde la cáscara, abre el fruto y consume el arilo de las semillas y parte de ellas. Aunque algunas pueden ser dañadas considerablemente, la gran mayoría son liberadas intactas. Se observó germinación incluso de semillas con mordeduras.

La huella dejada sobre las semillas consta de dos canales poco profundos, paralelos y unidos, de 2-4 mm de logitud. No se detectó el transporte lejano de las semillas por parte del animal, así como tampoco su almacenamiento. De los 19 frutos evaluados, 15 fueron dispersados por animal y cuatro presentaban principios de dehiscencia y mordeduras. Las colecciones casuales totalizaron 112 semillas, de las cuales sólo ocho presentaban daños considerables.

Discusión

POLINIZACIÓN. *Trigona amalthea* no entra a la flor por la vía natural (el espacio entre la capucha y el anillo estaminal), pues la capucha de la flor, además de servir como plataforma de aterrizaje, ejerce un papel selectivo sobre las abejas visitantes: sólo aquellas suficientemente robustas pueden separar la capucha del anillo, accediendo así al polen o néctar ofrecidos como recompensa (Mori & Boeke 1987). El papel de las trigonas como ladronas de productos florales está plenamente reconocido, habiendo incluso algunas especializadas en robar néctar de plantas particulares (Roubik 1982). Mori & Boeke (1987) citan una extensa lista de abejas ladronas en Lecythidaceae.

Por lo tanto, aunque esta abeja visita común y masivamente las flores de *E. bogotensis*, su papel en la polinización es dudoso, y principalmente deben considerarse ladronas de néctar y polen (S. Mori, com. pers.). Los orificios que producen sobre la capucha, están a la altura de la fuente de néctar, y no cortan los filamentos estériles para acceder al polen hasta que el recurso néctar está agotado.

Los adultos de Phlaethripidae, Curculionidae, Staphilinidae y Nitidulidae jamás fueron observados sobre el pistilo, ni pasando de una flor a otra. Además, las flores en las bolsas que permitían el paso selectivo de ellos no fructificaron. Estos hechos llevaron a descartar estos grupos como polinizadores. Bawa et al. (1985), reportan que el principal mecanismo de polinización en el neotrópico, al menos en tierras bajas, es el que efectúan abejas de mediano y gran tamaño. Adicionalmente, la tendencia de las Lecythidaceae a ser polinizada por abejas es bien conocida (Mori & Kallunki 1976, Mori et al. 1978, Mori et al. 1980, Mori & Boeke 1987).

Ante este panorama, la atención debe dirigirse hacia las dos abejas robustas que visitaron la planta: *Epicharis rustica* y *Eulaema meriana.*

Si bien ambas abejas fueron observadas visitando las flores de *E. bogotensis* y desarrollando una conducta idéntica, *Eulaema meriana* sólo fue registrada en una ocasión durante el estudio. En el resto de registros fue *Epicharis rustica* la visitante, siempre desarrollando la misma conducta de aterrizaje, entrada y búsqueda de néctar. Esto permite postular a *Epicharis rustica* como el principal agente polinizador y a *Eulaema meriana* como un polinizador casual.

Este estudio revela, al igual que reportan Schemske & Horvitz (1984), que los visitantes menos frecuentes pueden aportar significativamente a la producción de frutos, dependiendo de su eficiencia polinizadora. En el caso de que hayan existido presiones selectivas por polinizadores en *E. bogotensis*, estas probablemente involucraron procesos coevolutivos con abejas robustas, tales como *Epicharis rustica* y *Eulaema meriana.* Oportunistas como *T. amalthea*, aunque visitan las flores de *E. bogotensis* frecuente y masivamente, son visitantes inefectivos, y como tales pueden incluso reducir el éxito reproductivo de la planta (Schemske & Horvitz 1984).

FRUCTIFICACIÓN Y PÉRDIDA FLORAL. Los altos niveles de pérdida floral y aborción de semillas en esta especie, están de acuerdo con el reporte de Ramírez (1993), quien sugiere que el aumento del costo energético en la producción de frutos y semillas, promueve mayores niveles de óvulos y flores abortados entre formas de vida arbóreas. En *E. bogotensis* se detectaron altos niveles de aborto de semillas (entre 9-11 por fruto), pero las pérdidas florales se debieron en su mayoría (70%) a depredación larval y no a aborto. El aborto puede ser siginificativo, pero no se cuantificó dentro de las causas de pérdida floral restante (30%). La alta tasa de pérdida floral por depredación larval (principalmente por Coleoptera), parece ser contrarrestada mediante la producción masiva de flores. La elevada viabilidad de las semillas, dada por los altos niveles de germinación de éstas, puede considerarse también un mecanismo compensador de la cantidad de energía invertida en el proceso reproductivo.

DISPERSIÓN. Los resultados dan cuenta de una eficiente dispersión de las semillas, la cual se debe en gran medida a que el fruto es atractivo para el animal dispersor, pero dicho atractivo parece apenas alcanzar un valor mínimo, pues no se observó consumo masivo ni destructivo de las semillas. En realidad el dispersor se limita a consumir parcialmente la cáscara y el arilo y abandona el fruto. Parece existir una optimización en el proceso de atracción del dispersor, dado que el costo de la planta en términos de semillas perdidas es muy bajo, mientras que la liberación de éstas es altamente eficiente.

Prance & Mori (1979) mencionan en los procesos de dispersión de *Eschweilera* la participación de pericos y loros que se alimentaban de los arilos de las semillas, liberándolas en el proceso. En el área de estudio existen bandadas numerosas de pericos (*Aratinga* sp.), pero no se detectó la visita de éstos a la planta. La Guagua (*Agouti paca*) también parece estar involucrada en la dispersión de semillas de *Eschweilera* (P. Silverstone-Sopkin, com. pers.), pero esta especie no se encuentra en la zona de estudio. En su lugar, las huellas de dentadura encontradas se asociaron con las de un pequeño roedor, probablemente una ardilla, animal presente en la zona. Mandíbulas de ardillas de museo (*Sciurus* spp.) encajan bien en las improntas dejadas en los frutos.

Agradecimientos

Agradezco a P. Silverstone-Sopkin, J. E. Ramos, P. Chacón y M. Rojas (Universidad del Valle, Colombia), G. Nates (Universidad Nacional de Colombia), J. Ackerman (Universidad de Puerto Rico) y S. Mori (Jardín Botánico de Nueva York) por su asistencia en la identificación de las especies y por revisar una versión previa de este manuscrito. Las sugerencias de varios revisores anónimos fueron también de gran ayuda. este trabajo fue patrocinado parcialmente por la Fundación Quycagua (ayudantía # 3-94).

Literatura Citada

ANÓNIMO. 1977. *Zonas de vida o forrnaciones vegetales de Colombia.* Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Vol XII, No. 11, Bogotá.

BAWA, K.S., S.H. BULLOCK, D.R. PERRY, R.E. COVILLE & M.H. GRAYUM. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. American Journal of Botany 72: 346-356.

GAMBOA, M.A. 1994. *Contribución a la Flora de Los Farallones de Cali. I. Vereda Pico de Aguila.* Trabajo de Grado, Departamento de Biología, Universidad del Valle, Santiago de Cali.

MORI, S.A. & J.D. BOEKE. 1987. Pollination. Págs. 137-155 *en* Mori, S.A. (ed.). *The Lecythidaceae of a lowland neotropical forest: La Fumé Mountain, French Guiana.* Memoirs of The New York Botanical Garden, Vol. 44, Nueva York.

MORI, S.A. & J.A. KALLUNKI. 1976. Phenology and floral biology of *Gustavia superba* (Lecythidaceae) in Central Panama. Biotropica 8: 184-192.

MORI, S.A., J.E. ORCHARD & G.T. PRANCE. 1980. Intrafloral pollen differentiation in the New World Lecythidaceae, subfamily Lecythidoideae. Science 209: 400-403.

MORI, S.A. & G.T. PRANCE. 1990. Lecythidoideae. Part II. The zygomorphic-flowered New World Lecythidaceae. Flora Neotropica Monograph 21.

MORI, S.A., G.T. PRANCE & A.B. BOLTEN. 1978. Additional notes on the floral biology of neotropical Lecythidaceae. Brittonia 30: 113-130.

PRANCE, G.T. 1976. The Pollination and androphore structure of some Amazonian Lecythidaceae. Biotropica 8: 235-241.

PRANCE, G.T., J.M. IDROBO & O.V. CASTAÑO. 1983. Mecanismos de Polinización de *Eschweilera garagarae* Pittier en el Chocó, Colombia. Mutisia 60: 1-7.

PRANCE, G.T. & S.A. MORI. 1979. Lecythidaceae. Part I. The actinomorphic-flowered New World Lecythidaceae (*Asteranthos, Gustavia, Allantoma & Cariniana*). Flora Neotropica Monograph 21.

RAMÍREZ, N. 1993. Producción y costo de frutos y semillas entre formas de vida. Biotropica 25: 46-60.

ROUBIK, D.W. 1982. The ecological impact of nectar-robbing bees and pollinating hummingbirds on a tropical shrub. Ecology 65: 354-360.

SCHEMSKE, D.W. & C.C. HORVITZ. 1984. Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. Science 225: 519-521.